

## 16. A korhadó faanyag szerepe az erdei növények biodiverzitásában

Ódor Péter

### 16.1. A holtfán élő növények főbb csoportjai

A holtfához kötődő élet jelentős része a fa belső, korhadó anyagában zajlik, ezt furkálják a rovarok és atkák, ebben fejlesztik micéliumaikat a gombák. Felszíne azonban aljzatként szolgál számos fotoszintetizáló szervezetnek is, így megjelenhetnek rajtuk edényes növények, mohák, zuzmók és algák. A holtfákon megjelenő edényes növények a páfrányok (*Monilophyta*), a fenyőfélék (*Pinophyta*) és a zárvatermők (*Magnoliophyta*) törzsébe tartoznak (PODANI 2007), funkcionális szempontból viszont a fás növények újulatát és a légyszárúakat érdemes megkülönböztetni.

A zuzmókat csak funkcionális szempontból lehet egységes csoportként kezelni: mindannyian gombák és algák tartós szimbiózisa során létrejött organizmusok. Mivel esetükben egyedül a gombapartner képes ivaros szaporodásra, jelenleg nem kezelik őket önálló rendszertani egységként, hanem a gombák rendszerébe sorolják őket, hivatalos nevük lichenizált gombák. A gombapartner alapján legtöbb fajuk az aszkuszos gombákhoz tartozik (*Ascomycota*), de vannak bazídiumos gombapartnerrel (*Basidiomycota*) rendelkező zuzmók is. Az algapartner a legtöbb zuzmó esetében a zöldalgák törzséhez (*Chlorophyta*) tartozik, de a kékbaktériumok (*Cyanobacteria*) is képezhetnek zuzmókat. Szerveződésüket tekintve lehetnek az aljzathoz szorosan rögzülő kéregtelepű zuzmók (16.1. kép), lazán kapcsolódó, lapított lombos telepű zuzmók, és az aljzattól elálló bokros telepű zuzmók (16.2. kép). Különleges formát képeznek a kéreg- és lombos telepű zuzmók közötti átmenetet jelentő pikkelytelepű zuzmók, és a kéregtelepű zuzmókhoz tartozó, az aljzathoz kiemelkedő fejcskéket képező tűzuzmók. A zuzmók felépítéséről és rendszertanáról bővebben olvashatunk FARKAS (2007) könyvében.

Szárazföldi körülmények között elsősorban zöldalgák jelenhetnek meg önállóan a holtfák felszínén, vízi körülmények között azonban szinte az összes bentikus (szilárd aljzaton megtelepedő) algacsoport képes kolonizálni a holtfákat, valamint mikroszkopikus vastagságú filmréteg formájában különböző baktériumok is meg tudnak jelenni a felszínükön.

A holtfákon nagy tömegben találkozunk mohákkal, amelyek szintén nem képeznek egységes rendszertani csoportot. Párhuzamos evolúciójuk miatt önálló törzsként kezelik a májmohákat (*Marchantiophyta* vagy

*Hepatophyta*), a lombosmohákat (*Bryophyta*) és a becős mohákat (*Anthocerotophyta*, ez utóbbiak nem fordulnak elő holtfán). A májmohák vagy telepeket, vagy száras-leveles formákat képeznek (16.3. kép), amelyek többnyire az aljzathoz szorosan tapadó bevonat formájában jelennek meg. A lombosmohákra többnyire száras-leveles forma a jellemző, amelyek előfordulhatnak felálló gyepekben, párnákban, de gyakran az aljzattal párhuzamosan növekvő, ahhoz lazán kapcsolódó, elágazó szövedéket (16.4. kép), vagy szorosabban letapadó bevonatot is képeznek (ORBÁN 1999; GOFFINET és SHAW 2009).

Funkcionálisan az algákat, zuzmókat, mohákat összekötő közös poikilohidrikus vízháztartásuk, vagyis hogy a vizet és a tápanyagokat teljes testfelületükön veszik fel, nincs önálló belső vízszállító rendszerük, a víz szabadon elpárolog a testükből (képesek kiszáradni), de víz hatására rövid időn belül helyreáll az életműködésük (kiszáradástűrők, PROCTOR 2009). Részben e tulajdonságuk miatt kerülhetnek e kriptogám növények előnybe a földben gyökerező edényesekkel szemben a szilárd aljzatokon (mint a fakéreg, sziklák, korhadó faanyag). Ezek a növények nem csak a puha, korhadó faanyagon képesek megjelenni, hanem már az élő fák kérgét is kolonizálják (ezeket hívjuk kéreglakó, vagy epifiton közösségeknek). Mivel a holtfán a korhadás korai állapotaiban még a kéreg is jelen van, a holtfán megjelenő kriptogámok között találunk kéreglakó és korhadéklakó (epixyl) fajokat is. A korhadó fákon találkozunk specialista epifiton és epixyl fajokkal (amelyek kizárólagosan vagy kérgen, vagy korhadékon fordulnak elő), de a legtöbb faj e tekintetben opportunist, vagyis többféle aljzaton megjelenhet.

A korhadéklakó általános értelemben a szaproxyl kifejezésnek feleltethető meg, az epixyl teljesen pontosan ezen belül „a korhadék felszínén lakót” jelent, de mivel ez elég furcsán hangzik egy szövegben, ezt is korhadéklakóként használjuk.

Gyakori, hogy egyes fajok kérgen és korhadékon is előfordulnak, de kéreglakó fajok gyakran megjelennek sziklákon is, illetve egyes korhadékon megjelenő növény talajon is előfordul.

## **16.2. Holtfák szerepe az edényes növények biodiverzitásában**

Ha az edényes növények és a holtfa közötti összefüggéseket keressük az erdőökológiai szakirodalomban, nagyon hamar feltűnik, hogy lágyszárúakra vonatkozó publikációkat alig találunk, ezzel szemben cikkek sokasága foglalkozik a fásszárúak felújulása és a holtfa összefüggéseivel. Ennek az a magyarázata, hogy egyes fafajok sokkal nagyobb valószínűséggel csíráznak a

korhadó faanyag, mint a talajon, ezáltal a holtfának kiemelt jelentősége van e fafajok regenerációjában. Ezt hívják dajkafa („nurse log”) jelenségnek, és mivel elsősorban tűlevelű fafajokra jellemző, különösen a boreális (tajga) zónában és a magashegységi tűlevelű erdők zónájában találkozhatunk vele (HARMON és mtsai 1986). Megfigyelhető még e jelenség a gyakran elárasztott ártéri erdőkben, ahol a holtfa sokkal biztosabb aljzatot nyújt a felújuláshoz, mint a gyakran bolygatott talaj (TITUS 1990). Mivel e könyvben ezt a témakört egy külön fejezet tárgyalja (17. fejezet), ezzel itt részletesen nem foglalkozunk.

A lágyszárú közösségre a holtfa közvetlen hatása kicsi, eddig nem mutattak ki olyan lágyszárú növényfajt, amely specialista módon kötődne a holtfához. Preferenciát is nagyon kevés fajnál találtak, elsősorban páfrányoknál, pl. egy észak-amerikai vizsgálatban egy pajzsikafaj elsősorban a korhadó fákon volt megtalálható (MCGEE 2001). A holtfa által biztosított viszonylag nedves mikroélőhely a páfrányok esetében nemcsak a kifejlett növény esetében jelentős, hanem ideális életfeltételeket teremt a páfrány előtelepek fejlődéséhez (amely funkcionálisan és kinézetében is leginkább egy telepes májmohára emlékeztet). Az erdei lágyszárúak általában csak a már puha faanyaggal jellemezhető, előrehaladott korhadási állapotokban tudják kolonizálni a holtfát, amelyen a lágyszárúak fajszáma és borítása a korhadással folyamatosan nő (LEE és STURGESS 2001a,b; ÓDOR és mtsai 2004). Bár a holtfák lágyszárú közössége az erdőtalajon már jelenlevő fajkészletből „építkezik”, a rajtuk megjelenő közösség összetétele eltér a talajszint növényzetétől, különösen a kolonizáció elején (a közepes korhadási állapotokban, LEE és STURGESS 2001a,b; ZIELONKA és PIATEK 2004). Először a viszonylag kis termetű, apró magvakkal, vagy egyéb vegetatív képletekkel terjedő, árnyéktűrő lágyszárúak jelennek meg a holtfán (16.5. kép), tömegességük, gyakoriságuk többnyire folyamatosan nagyobb ezen az aljzaton, mint a talajszinten (LEE és STURGESS 2001a,b; ZIELONKA és PIATEK 2004). Hazai bükköseinkben ilyen faj például az erdei madársóska, a nehézszagú gólyaorr, vagy a különböző páfrányok (pl. hölgypáfrány, ÓDOR és mtsai 2004, 16.6. kép). Később egyre nagyobb arányban jelennek meg az indákkal, felszínközeli rhizómákkal klonálisan jól terjedő lágyszárúak (pl. szagos müge, kerek repkény). A talajszinthez képest a füvek, sások, nagytermetű lágyszárúak kevésbé sikeresek a korhadó fákon. Bár aljzat szempontjából nem tekinthető holtfának, a holtfák képződésekor finom léptékű felszíni bolygatások jelen(het)nek meg az erdőtalajon. A kidőlt fák gyökerei tányérokat, gödröket, dombokat hoznak létre. A finom bolygatások, és az ezekhez kapcsolódó mikroélőhelyek jelentősége nagy az erdei lágyszárúak szempontjából, hiszen e nyers talajfelszínnel borított mikroélőhelyeken teljesen más fajok jelenhetnek meg, mint az avarral

borított erdőtalajon (SCHAETZL és mtsai 1989). Emellett meg kell említeni a holtfa egyéb indirekt hatásait, amelyek befolyásolják az erdők légyszárú szintjét. A holtfa hosszú távú tápanyagraktárnak tekinthető, a benne felhalmozódó gombák és rovarok révén a korhadó faanyag az erdőtalajnál jelentősebb nitrogén- és foszforforrásnak tekinthető. A tápanyag-felhalmozódás mellett a korhadó faanyag porózus tulajdonságai miatt a holtfák környékén nedvesebb, párásabb mikroklíma jellemző, amely (a dőlések során keletkező koronahiányok miatt) gyakran kedvező fényviszonyokkal is párosul. Ezek mind hozzájárulnak egy változatosabb, térben heterogén légyszárú szint kialakulásához (STANDOVÁR és mtsai 2006). Emellett van még a holtfának egy viszonylag kevésbé feltárt hatása az aljnövényzetre: mérsékelni képes a nagytestű herbivórok rágását, mivel a holtfa a rajta és a körülötte megjelenő növények körül egyfajta fizikai akadályt képez (különösen ha több törzs borul össze egy-egy bolygatáshoz köthetően, BOBIEC és mtsai 2005). A légyszárúak szempontjából még nagyobb jelentősége lehet a korhadó faanyagnak a gyakran elárasztott ártéri és láperdőkben, mint a mezofil erdőkben. Az elárasztásból adódó gyakori bolygatásokat csak a nedves erdei (mocsári, lápi) elemek képesek elviselni, a mezofil jellegű fajoknak egyedül a holtfán van túlélési esélye.

Összességében elmondható, hogy a korhadó faanyag az erdei légyszárúak esetében nem biztosítja egy a talajszinttől teljesen eltérő közösség kialakulását, azonban nagymértékben hozzájárul az erdő aljnövényzetének változatosságához.

### **16.3. Holtfa szerepe az erdei moha- és zuzmóközösségekben**

Bár a mohák és a zuzmók rendszertanilag igen távol vannak egymástól, egy fejezetben tárgyaljuk őket, mivel gyakran közösen képeznek gyepeket a korhadó fák felszínén és hasonló tényezők határozzák meg előfordulásukat. Mindkét csoportra jellemző, hogy az edényes növényekkel ellentétben számos fajuk kifejezetten a fán, illetve a korhadékon élő életformához adaptálódott, vagyis specialista kéreglakó és korhadéklakó fajok jelennek meg közöttük. SPRIBILLE és mtsai (2008) áttekintése alapján Észak-Amerika és Európa boreális régiójában összesen 1271 zuzmófaj fordul elő fán, ennek 57%-a tekinthető specialista epifitonnak, 10%-a specialista epixylnek és 33%-uk opportunistá az aljzat szempontjából (vagyis kérgen, korhadékon illetve más aljzatokon egyaránt előfordul). A különböző aljzat-specifitású fajcsoportok között eltér a különböző növekedési formák aránya: a specialista epixyl fajok között főleg kéregzuzmókat és tűzuzmókat (vagyis

többnyire kistermetű mikrouzmókat) találunk, míg a kéreglakó és opportunisták fajok között fordulnak elő a nagyobb termetű lombos és bokros zuzmók. Az epixylek esetében nagyobb az ivaros szaporodó formák aránya. A mohák esetében a különböző aljzat-specifitású fajok megállapításánál DIERSSEN (2001) munkájára támaszkodhatunk, amely az összes európai mohafaj esetében igyekszik jellemezni azok ökológiai igényeit. Ez alapján az 1276 európai lombosmoha fajból 176 fordul elő fán, ezek közül 43 tekinthető specialista epifitonnak, 8 specialista epixylnak és 125 faj opportunistának. A 403 európai májmohából 81 fordul elő fán, ebből 20 specialista epixyl, 8 specialista epifiton, a többi opportunisták. Vagyis a májmoháknál a specialista korhadéklakó fajok száma (és aránya) jóval magasabb, mint a lombosmoháknál. Az igazából nem tisztázott, hogy milyen fiziológiai mechanizmusok okozzák, hogy egy faj csak korhadékon tud megjelenni, egy másik pedig többféle aljzaton is sikeres. Bár vannak funkcionális eltérések a specialista epixylek és az opportunisták csoportjai között, teljesen hasonló felépítésű mohákat bőven lehet találni mindkét csoportban. Mindenesetre a kriptogám csoportoknál a holtfa jelenléte nagymértékben megnöveli (pontosabban a holtfa hiánya lecsökkenti) a biodiverzitásukat, hiszen esetükben egy specialistákból és opportunisták fajokból álló közösség kötődik a szerkezeti elemhez.

Az magától értetődő, hogy a gazdálkodás alatt álló erdőkben a holtfa mennyisége jóval kisebb, mint a természetes referenciaként tekinthető erdőkben. Természetes referenciának azokat az erdőket tekintjük, amelyekben régóta a természetes bolygatási folyamatok uralkodnak, az emberi hatások minimálisak. Ez leginkább az angol „old-growth” kifejezésnek feleltethető meg, amely alapvetően az erdő természetes folyamatokra utaló szerkezeti jellemzői alapján definiálható, míg az őserdő (pristine forest, virgin forest) kifejezések az emberi hatások kizárásának történeti bizonyítékait igénylik. Magyarországon a természetes erdő, természetközeli erdő kifejezések ennél sokkal tágabban értelmezettek, sokan ide sorolnak jelenleg is (vagy a közelmúltban még) gazdálkodás alatt álló erdőket, ezért használjuk a rosszabbul hangzó „természetes referenciát” a kifejezések helyett.

A holtfa mennyisége a gazdasági erdőkben sok esetben gyakorlatilag nulla, még az elsődlegesen természetvédelmi rendeltetésű gazdasági erdőkben is többnyire a természetes referencia 1-20%-át éri el. A holtfa mennyiségével a kötet 21. fejezete külön foglalkozik, a további áttekintésre javasolható még SIITONEN (2001), HARMON és mtsai (1986), BOBIEC és mtsai (2005) és CHRISTENSEN és mtsai (2005) munkája is. Rengeteg olyan tanulmánnyal találkozhatunk, amely a természetes referencia és a gazdasági erdők moha- és zuzmóközösségeit hasonlítja össze különböző biomokban

és erdőtípusokban (SÖDERSTRÖM 1988a; ANDERSSON és HYTTTEBORN 1991; LESICA és mtsai 1991; ÓDOR és STANDOVÁR 2001; STANDOVÁR és mtsai 2006; PAILLET és mtsai 2010; NASCIMBENE és mtsai 2013). Ezek alapján általánosan elmondható, hogy a gazdasági erdőkben a holtfa hiánya miatt a közösségek jelentős mértékben elszegényedtek, a specialista epixyl fajok hiányoznak, a moha- és zuzmóközösség szerkezete nagymértékben leegyszerűsödött, biodiverzitása lecsökkent. A holtfa hiánya miatt a közösségek egy jelentős szegmense eltűnt erdeinkből, illetve visszaszorult a kis kiterjedésű, izolált, referenciának tekinthető állományokba. Ez az elszegényedési folyamat az epixyl fajok regionális visszaszorulásában is megjelenik, számos ilyen növényt találunk a különböző országos, illetve kontinentális léptékű vörös listákon a kihalással veszélyeztetett fajok között (ECCB 1995; PAPP és mtsai 2010) – ilyen például a hazánkban még egy-két állományban előforduló, törvényesen védett zöld koboldmoha (*Buxbaumia viridis*, vagy a felálló hegyesmájmoha (*Lophozia ascendens*). Az alábbiakban tekintsük át, hogy milyen tényezők határozzák meg a holtfán megjelenő moha- és zuzmóközösségek szerkezetét, faji összetételét és diverzitását.

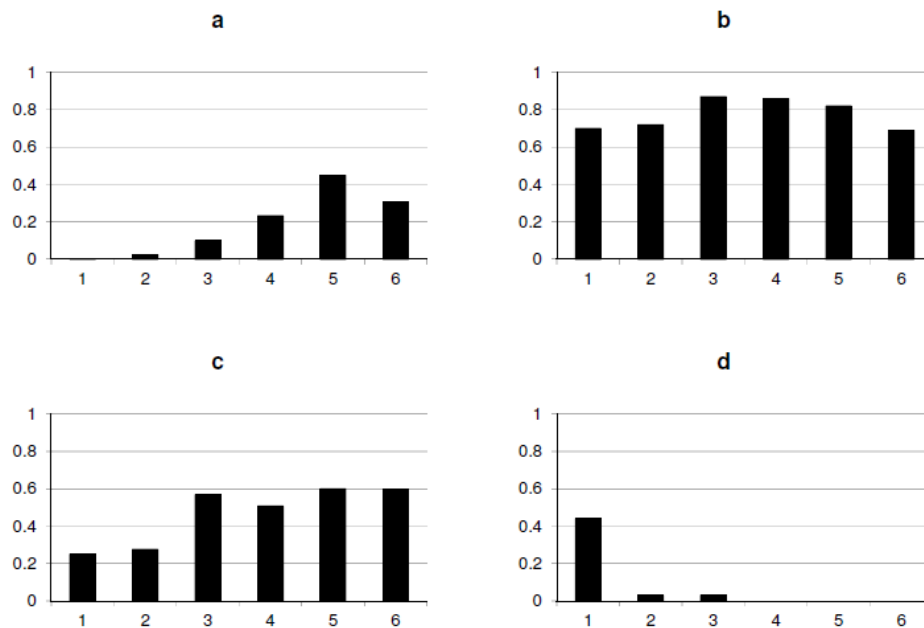
Ha egy erdőállományon belül megvizsgáljuk a korhadó fákon megjelenő moha- és zuzmóközösséget, a legfeltűnőbb tényezőnek a korhadási állapot bizonyul. Már az élő fákat kolonizálják a kéreglakó közösségek, amelyek folyamatosan jelen vannak a kidőlt fákon is mindaddig, amíg kéreg borítja őket. A kéreg leesése után a lassan puhuló korhadó faanyagon jelennek meg az epixyl fajok (16.3. és 16.4. kép), amelyek a korhadás végső stádiumában átadják helyüket a talajlakó moháknak és edényes növényeknek (16.6. kép). A korhadás utolsó fázisai némiképp eltérnek a túllevelű fák által uralt és a lombos erdők esetében. A túllevelű erdőkben a talajt egy többé-kevésbé zárt mohaszőnyeg borítja, emiatt a korhadás előrehaladtával a talajlakó mohák beborítják a fa felszínét. A lombos erdőkben a lombavar gátolja a talajlakó mohaszint kialakulását, ezért a fák elkorhadása után a talaj lágyszárú aljnövényzete válik uralkodóvá. A korhadó fákon a specialista fajokon kívül folyamatosan jelen vannak az opportunisták fajok, amelyek széles aljzatspecificitásuk miatt a korhadás változatos állapotait tudják kolonizálni (kéreg, korhadó faanyag, talaj), sőt gyakran ezek a közösség domináns növényei. A fent leírt folyamat az elsődleges szukcesszióknak egy szép példája: propagulum-mentes aljzaton, több közösség átalakulása során megfigyelhető irányult változás. A különböző esettanulmányok a fajok, illetve a közösségek korhadási fázisokhoz viszonyuló preferenciájával írják le ezt a folyamatot. Korhadási fázisokkal lehet viszonylag egyszerűen leírni a korhadó törzsek korhadási állapotát, sorba rendezhető diszkrét állapotokba sorolva azokat, terepen könnyen megállapítható szerkezeti jellemzők (pl. kéregborítás, faanyag puhasága, repedezettsége, töredezettsége, a körvonal

alakja) alapján. Természetesen a szakirodalomban sok ilyen rendszert találhatunk, amely fafajtól, erdőtípustól függően eltér. Általában 3-8 fázist szoktak megkülönböztetni, ahol a legkisebb érték a frissen kidőlt (elhalt) törzseket jelenti, a legnagyobb pedig a már szinte felismerhetetlenségig elkorhadtat. A korhadást követő szukcessziót sok biomban és erdőtípusban leírták, a legtöbb tanulmány a boreális (tajga) és a mérsékelt övi lombos erdők zónájából származik (MCCOLLOUGH 1948; RASCHENDORFER 1949; FEHÉR és ORBÁN 1981; SÖDERSTRÖM 1988b; MCALISTER 1997; ÓDOR és VAN HEES 2004; KUSHNEVSKAYA és mtsai 2007). Hazai bükkösök esetében ezt reprezentálja az 16.1. és a 16.2. ábra. Az első ábrán egy specialista epixyl, egy indifferens, egy preferenciális epixyl és egy specialista epifiton előfordulási valószínűsége látható különböző korhadási fázisokban. A specialista epixyl fajok onnantól kezdve kezdenek megjelenni a törzseken, amikor már megtalálható rajtuk a puha, korhadt faanyag (harmadik-hatodik korhadási fázis). Az utolsó stádiumban gyakoriságuk csökken, mivel a faanyag jelentős része addigra eltűnik, az aljzat a talajba süllyed, és edényes növények borítják. A specialista kéreglakók csak addig tudnak megjelenni a holtfán, amíg azon megtalálható a kéreg (elsősorban az első korhadási fázisban). Az opportunisták fajok közül megkülönböztetjük azokat, amelyek gyakorlatilag ugyanakkora valószínűséggel fordulnak elő minden korhadási fázisban (indifferens fajok) és azokat, amelyek statisztikailag preferálják a későbbi korhadási fázisokat, de jelenlétük nem olyan kizárólagos, mint a specialista epixylek esetében. A természetes referenciának tekinthető hazai erdőkben elsősorban az indifferens és preferenciális epixyl fajok tömegesek a holtfákon, a specialista epixyl mohák inkább a boreális erdőkben és a magashegységi lucosokban, jegenyefenyves bükkösökben tömegesek (elsősorban mikroklimatikus okok miatt). Hazai bükkösökre vonatkozóan, a fajok egyéni korhadási fázis preferencia alapján képzett csoportjait mutatja be a 16.2. ábra, sematikusan jelezve azok előfordulási valószínűségét a különböző korhadási állapotokban.

Még mindig egy-egy erdőállományon belül maradva, más közösségeket találunk a különböző holtfa-típusokon: facsonkokon, tuskókon és a fekvő holtfán. A holtfa különböző megjelenési formáiról a 4. és 5. fejezetben találunk további információkat.

A fent leírt korhadási fázisokat követő szukcesszió elsősorban a fekvő törzseken figyelhető meg. A csonkokon, tuskókon álló helyzetükből adódóan a fekvő törzseknél szárazabb, melegebb és fényben gazdagabb viszonyok jellemzőek. Ezeken előnyösebb helyzetben vannak a zuzmók, amelyek jobban tudnak alkalmazkodni a szárazabb viszonyokhoz, és fényigényesebbek, mint a mohák (NASCIMBENE és mtsai 2008; ÓDOR és mtsai 2013; NASCIMBENE és mtsai 2014; 16.1. és 16.2. kép). Árnyasabb,

párásabb viszonyok között a mohák a zuzmókat többnyire túlnövik, pl. boreális lucosokban a gazdasági erdőkben visszamaradó tuskók vágásfelületét csak 4–20 éves korig képesek beborítani a zuzmók: az első négy év a kolonizációhoz szükséges időszak, 20 év után pedig kiszorítják őket a mohák (CARUSO és RUDOLPHI 2009; SVENSSON és mtsai 2013).

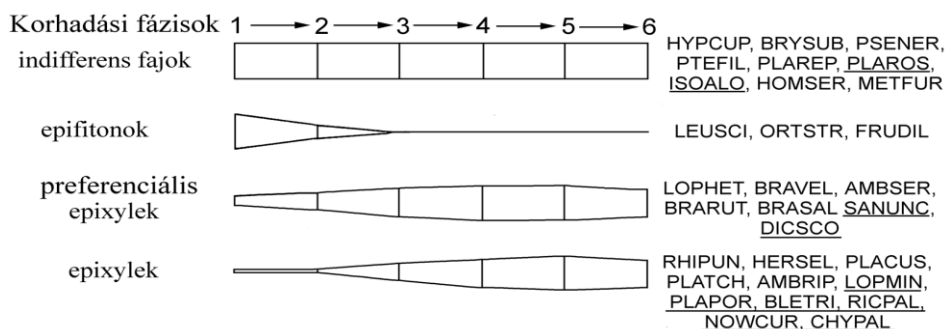


**16. 1. ábra** (ÓDOR és VAN HEES 2004 alapján): Különböző mohafajok várható előfordulási valószínűsége a korhadó fatörzsek különböző korhadási fázisaiban. Vízszintes tengely, 1: frissen kidőlt, 6: teljes mértékben korhadt). a: specialista epixyl mohafaj (*Herzogiella seligeri*), b: indifferens mohafaj (*Hypnum cupressiforme*), c: preferenciális epixyl mohafaj (*Brachythecium velutinum*), d: specialista kéreglakó májmoha (*Frullania dilatata*)

Továbbra is az állományon belül ható tényezőket feltárva, megfigyelhető a fák méretének a hatása, amely viszont a korhadási állapoténál többnyire kisebb. Vannak fajok, amelyek csak a nagyméretű fákra képesek megjelenni, mások a vékonyabb törzseket, ágakat is benövik. Emiatt a legtöbb állományban pozitív összefüggést találunk a törzsön megfigyelt fajszám és a törzs mérete (átmérője vagy térfogata) között (ÓDOR és VAN HEES 2004; ÓDOR és mtsai 2006; NASCIMBENE és mtsai 2009; 16. 3. ábra). Ez a jelenség mind a korhadó fákra, mind az élő fákra megjelenő epifiton közösségeknél megfigyelhető. A fajszám-terület összefüggés az ökológia egy jól ismert jelensége, ebből adódóan pusztán neutrális viszonyokat feltételezve is elvárható, hogy a nagyobb fákra (a



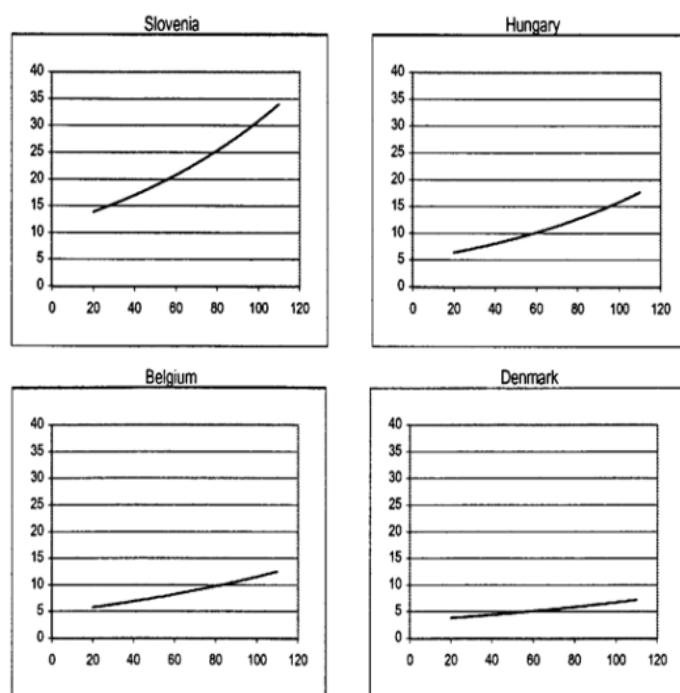
nagyobb felület miatt) több faj jelenjen meg. A korhadéklakó közösségek esetében azonban ennél többről van szó. A nagyméretű fákat preferáló fajok terjedőképessége többnyire viszonylag gyenge, általában rosszabbul szállítódó, vegetatív szaporítóképletekkel, vagy viszonylag nagyméretű spórákkal kolonizálják a fatörzseket. Ez a kolonizáció egy sztochasztikus (véletlenszerű) folyamat, vagyis minél hosszabb idő áll a faj rendelkezésére a kolonizációhoz, annál nagyobb a valószínűsége, hogy az bekövetkezik. A korhadó faanyag, mint aljzat élettartama véges, azonban a nagyobb méretű fák a kolonizálható időszak jóval hosszabb, hiszen lassabban korhadnak el. A vékony ágak anélkül „tűnnek el” (süllyednek a talajba, vagy nőnek be a talajlakó növények), hogy a korhadéklakó fajoknak ideje lenne kolonizálni őket. Ennek a „kolonizációs idő” hatásnak a meglétét szépen bizonyították azok a vizsgálatok, ahol külön tudták kezelni a fák méretének és korának hatását a rajtuk megjelenő kriptogám közösségre, kimutatva a kor mérettől független diverzitásnövelő hatását (FRITZ és mtsai 2008). A nagyobb fákon megfigyelhető nagyobb fajgazdagság azonban azok nagyobb mikroélőhely-gazdagságával is összefügg. Egy nagyobb fán egyszerre több korhadási állapot, speciális mikroélőhely lehet jelen, megnövelve az epixyl közösség fajszerkezetét. Emiatt nagyon lényeges a nagyméretű fák biztosításának jelentősége az erdőkben, mert ezeken olyan fajok tudnak megjelenni, amelyek a vékonyabbakon nem. Igazán fajgazdag korhadéklakó közösség csak a nagyméretű korhadó törzseket is tartalmazó erdőkben maradhat fenn, ezért ezek megmaradt állományainak megőrzése kulcskérdés a természetvédelem számára. Ugyanakkor más vizsgálatok arra hívták fel a figyelmet, hogy ha a holtfa mennyisége regionálisan alacsony (kevesebb pl., mint 10 m<sup>3</sup>/ha), akkor adott térfogatot sok kisméretű mennyiségben elosztva magasabb biodiverzitást kaphatunk, mintha az ritkán megjelenő, nagyobb egységekben van jelen (KRUYS és JONSSON 1999). Emiatt ezekben az erdőkben a vékonyabb ágak, valamint a tuskók természetvédelmi szerepe megnő, ugyanis ezeken is számos korhadéklakó faj képes túlélni (KRUYS és JONSSON 1999; SVENSSON és mtsai 2013). Ezek biztosíthatják a „gazdasági erdők mátrixában” a korhadéklakó fajok túlélését és terjedését. A 16.3. ábrán látható, hogy a holtfák „mérethatása” kevésbé kifejezett a hollandiai bükkösökben, mint a többi régióban. Ezekben a másodlagos erdőkben a holtfa jelenléte viszonylag hosszú ideig szünetelt, a specialista, terjedésében korlátozott fajok regionális szinten kihaltak, vagyis a napjainkban már jelenlevő holtfát csak egy opportunist fajokból álló fajkészlet tudja kolonizálni. Ezek a fajok a vékonyabb törzseken éppúgy meg tudnak jelenni, mint a vastagabbakon. Ez felhívja a figyelmet a holtfa időben folytonos biztosításának fontosságára.



**16.2. ábra:** A korhadó fákon előforduló négy moha fajcsoport általánosított előfordulási valószínűsége a különböző korhadási fázisokban (ÓDOR és VAN HEES 2004 alapján)

A szalagok vastagsága a valószínűségeknek feleltethető meg. Az ábra jobb oldalán feltüntettük a csoportokhoz tartozó mohafajok rövidítését: a rövidítések első három betűje a genusz, második három a fajnév eleje (a fajok teljes neve az eredeti forrásban található).

Aláhúzással jelöltük a szurdok jellegű élőhelyeket preferáló fajokat.



**16.3. ábra:** A mohák korhadó fatörzsön várható fajszámának értéke (függőleges tengely) a fatörzs mellmagassági átmérőjének (vízszintes tengely, cm) függvényben Európa különböző országai természetes referenciának tekinthető bükkös erdőrezervátumaiban (ÓDOR és mtsai 2006 alapján)

Egy másik fontos lokálisan ható tényező a fafaj, mint aljzat. Az epifiton közösségek esetében rengeteg irodalom tárja fel, hogy a különböző fafajok kérge jelentős mértékben eltér az epifitonok szempontjából, emiatt teljesen más kéreglakó közösségek jelennek meg a különböző fafajokon egy állományon belül (SCHMITT és SLACK 1990; ÓDOR és mtsai 2013; NASCIMBENE és mtsai 2013). A fafajok korhadó faanyaga közötti különbségek kisebbek, mint a kéreg esetében, de alapvetően a túlélő és a lombos fafajok közötti eltérés mindvégig megmarad, eltérő korhadéklakó mohaközösségeket alakítva ki. Ez különösen a kevert erdőkben (pl. jegenyefenyves bükkösökben) szembeűnő, ahol megfigyelhető, hogy sok specialista epixyl moha, különösen a májmohák, sokkal nagyobb gyakorisággal és tömegességgel jelennek meg a túlélő fafajokon, mint a lombosokon (JANSOVA és SOLDAN 2006).

A korhadéklakó mohák és zuzmók ökológiai igényeinek összevetésekor már említettük, hogy a mohák előnyben részesítik az árnyas, párás mikroélőhelyeket. Különösen igaz a specialista epixyl májmohákra (16.3. kép), hogy igen érzékenyek a kiszáradással szemben, hűvös, párás mikroklímát igényelnek. Emiatt elterjedésüket regionálisan nem csak a holtfa, hanem a megfelelő mikroklíma is limitálja, hiába áll valahol rendelkezésükre az alkalmas szubsztrát, bizonyos élőhelyeket termőhelyi korlátok miatt nem tudnak kolonizálni. Európában a legfajgazdagabb korhadéklakó mohaközösségeket a magashegységek jegenyefenyves-bükkös, illetve lucos régiójában megmaradt őserdő-maradványokban találjuk, valamint a boreális régió hasonló referenciaerdeiben (ÓDOR és mtsai 2006). A Kárpát-medence zonális bükköseinek mikroklímája már nem ideális e fajoknak, amit például jól mutat, hogy a holtfa szempontjából egyaránt kedvező bükki Őserdő Erdőrezervátum és Leány-völgy Erdőrezervátum korhadéklakó moha fajkészlete jelentősen eltér, pedig térbelileg e területek igen közel helyezkednek el. A párásabb, hűvösebb mikroklímájú Leány-völgy fajkészlete jóval gazdagabb, számos specialista epixyl májmoha csak az ilyen szurdok jellegű erdőkben válhat gyakorivá hazánkban, amit a 16.2. ábra is szemléltet (ÓDOR és VAN HEES 2004). A mikroklíma a fajok korhadás szerinti preferenciáját is befolyásolhatja, megfigyelhető, hogy egyes mohák szárazabb viszonyok mellett specialista epixylként, kedvezőbb (párás) mikroklíma esetében pedig preferenciális epixylként, vagy indifferensként viselkednek (ÓDOR és VAN HEES 2004).

Kontinentális léptékben vizsgálva a korhadéklakó közösségeket, mind Európában (HEILMANN-CLAUSEN és mtsai 2014), mind Észak-Amerikában (QUIAN és mtsai 1999) megfigyelhető, hogy a nagyobb régiók, növényföldrajzi zónák korhadéklakó mohaközösségének fajkészlete jelentős mértékben eltér, vagyis a fent említett lokális, illetve regionális hatások

leginkább egy-egy zónán belül érvényesek. A mohákat általában jó terjedőképességgel rendelkező élőlényeknek gondoljuk, azonban ez pont sok epixyl fajra nem igaz, ráadásul specifikus mikroklíma- és aljzat-igényeik miatt sok esetben térbelileg izolálódtak. Európában a bükkös zónán belül a korhadéklakó mohaközösség esetében élesen elkülönülnek a főbb növényföldrajzi régiók, azonban nem lehet eldönteni, hogy ezt inkább klimatikus, vagy történeti tényezők alakították ki, ugyanis mind a klimatikus, mind a történeti változók hasonló, ÉNY-DK irányú gradienst mutatnak. Érdekes azonban, hogy a szaproxyl gombaközösségben ez a fajta regionális elkülönülés kevésbé érvényesül, a gombák esetében európai léptékben is a korhadási állapot bizonyult a legfontosabb tényezőnek a faji összetétel esetében (HEILMANN-CLAUSEN és mtsai 2014).

Amikor a korhadéklakó és kéreglakó közösségek folyamatait szeretnénk megérteni akár ökológiai, akár konzervációbiológiai szempontból, nem szabad elfeledkeznünk róla, hogy ezek olyan aljzaton élnek, amelynek élettartama időben korlátos. Egy-egy holtfán kifejlődő lokális populáció évtizedeken belül halálra van ítélve, a populáció csak úgy tud fennmaradni, ha biztosított a kolonizációra alkalmas holtfa térbeli és időbeli kontinuitása. Nem véletlen, hogy a legfajgazdagabb közösségek azokban az őserdőkben maradtak fenn, ahol ezek a körülmények régóta rendelkezésre állnak. Ha a holtfa időbeli kontinuitása megszakad, hiába áll később rendelkezésre a megfelelő aljzat, azt sok faj már nem képes kolonizálni (ÓDOR és mtsai 2006). Mind az élő fák, mind a holtfák kriptogám közösségei jól modellezhetők a metapopulációs folyamatokkal, amelyek a többé-kevésbé izolált lokális populációk kolonizációjával, eltűnésével és a populációk közötti migrációval igyekeznek leírni a teljes populáció folyamatait (SÖDERSTRÖM és HERBEN 1997; LÖBEL és mtsai 2006; CARUSO és mtsai 2010). Ezek a vizsgálatok felhívják a figyelmet arra, hogy sok kéreg- és korhadéklakó növény jelenlegi terjedését alapvetően korlátozza a potenciális élőhelyük fragmentációja, mind a megmaradt populációk megnövekedett kihalási valószínűsége, mind a térbelileg korlátozott terjedésük miatt. Számos korábban feltehetőleg regionálisan gyakori és lokálisan tömeges epixyl fajt ma a kihalás veszélyeztet, lokális populációik kicsik és sérülékenyek, regionálisan pedig ritkákka váltak. Természetvédelmi szempontból egyrészt nagyon fontos, hogy biztosítsuk a megmaradt korhadéklakó populációk védelmét. Ezt elsősorban a holtfában gazdag, természetes referenciának tekinthető erdők védelmével tudjuk elérni. Ezekben az erdőkben a fajok életképes populációi alakulhatnak ki, amelyek képesek forrásul szolgálni azokat a területeknek a meghódításához, ahol a természetvédelmi tevékenység hatására újra megfelelő mennyiségben és minőségben rendelkezésre áll aljzatuk: a holtfa. Fontos, hogy biztosítsuk

ennek az aljzatnak a térbeli és időbeli kontinuitását. A holtfa mennyisége mellett kiemelt jelentősége van a holtfa minőségi jellemzőinek. Az eltérő holtfatípusok (álló és fekvő holtfa), a holtfa eltérő méretű formái és a különböző korhadási állapotok más-más közösségeknek nyújtanak életteret, a teljes szaproxyl közösség megőrzéséhez az összes ilyen szerkezeti elem folyamatos megőrzése szükséges. De ezeknek a közösségeknek a megőrzése nem valósítható meg pusztán izolált erdőrezervátumok („holtfa-szigetek”) biztosításával. Nagyon fontos, hogy az ezeket körülvevő gazdasági erdők mátrixa rendelkezzen annyi holtfával, ami biztosítja a lokális populációk közötti terjedést, illetve a létrejövő újabb élőhelyek kolonizációjának lehetőségét. Emiatt is fontos egy korlátozott mennyiségű holtfa visszahagyása gazdasági erdeinkben, természetesen figyelembe véve ezen erdők faanyagtermesztési rendeltetését is. A megfelelő mennyiségű és minőségű holtfa visszahagyásának lehetőségeivel a gazdasági erdőkben részletesen foglalkozik a könyv 22. fejezete.



**16.1. kép:** Többnyire még kemény, száraz faanyagon forduló specialista epixyl kéregzuzmó, a *Lecanora saligna* (©NJ).





**16.2. kép** (felül): Az előrehaladott korhadású faanyagon megjelenő, széles elterjedésű specialista epixyl *Cladonia macilenta* zuzmó (©NJ).

**16.3. kép** (alul): Viszonylag gyakori specialista epixyl májmoha, a *Lophocolea heterophylla* (©ÓP).





**16.4. kép** (felül): Specialista epixyl lombosmoha faj, a laza szövédéket képező *Herzogiella seligeri* (©ÓP).

**16.5. kép** (alul): Az erdei szamóca (*Fragaria vesca*) indáival kolonizálja a még viszonylag korai korhadási fázisban levő, kéreggel borított fekvő törzs felszínét (©ÓP).



**16.6. kép:** A korhadt tuskón, a holtfán leggyakrabban megjelenő árnyéktűrő lágyszárúak: erdei madársóska (*Oxalis acetosella*), erdei pajzsika (*Dryopteris filix-mas*) és a nehézszagú gólyaorr (*Geranium robertianum*). (©ÓP).